La herencia ligada al sexo en el coleóptero *Phytodecta variabilis* (Ol.)

POR

ANTONIO DE ZULUETA

En las retamas *(Retama sphaerocarpa)* de los alrededores de Madrid, es abundantísimo en primavera y verano el coleóptero crisomélido *Phytodecta variabilis* (Olivier) 1790 [1], que llama inmediatamente la atención del recolector por sus muy diferentes y bien definidos tipos de coloración, sobre todo cuando se ven apareados—cosa frecuentísima—individuos pertenecientes a distinto tipo.

Juzgando que este insecto podría constituir un excelente material para investigaciones de Genética, recogí en 1919 bastantes ejemplares, notando con gran sorpresa que uno de sus fenotipos, notablemente caracterizado por las líneas negras de sus élitros (la var. *aegrota*, representada en la lámina V, figura 1), se presentaba *exclusivamente en las hembras*. En la primavera del año siguiente capturé numerosos ejemplares del fenotipo en cuestión que resultaron ser hembras en su inmensa mayoría, pero entre ellas encontré *dos machos*, lo que vino a aumentar el interés de este asunto y el deseo de continuar el penoso estudio biológico de *Phytodecta variabilis* hasta poner en claro las causas de tan desigual distribución del fenotipo de líneas entre los dos sexos y las leyes de herencia de los diversos tipos de coloración si, como parecía sumamente probable, eran hereditarios.

Aun cuando no está terminado el trabajo propuesto, he observado ya ciertos hechos de herencia que, a mi juicio, sólo pueden explicarse admitiendo *transmisión de genes por el cromosoma Y*. Como los casos conocidos de este modo de herencia ligada al sexo son muy pocos y recientes, ha parecido procedente la publicación de los resultados ob-

[1] *Gonioctena variabilis* auct.

tenidos hasta ahora en mi estudio, sin perjuicio de escribir más adelante una memoria definitiva, si se consigue vencer las dificultades que presenta la cría de *Phytodecta variabilis*.

Aunque pase en silencio, por la naturaleza de esta comunicación, cuanto se refiere al método empleado para la cría de este insecto en cautividad, debo manifestar que ésta es muy penosa y absorbe mucho tiempo, por lo cual estoy sinceramente agradecido a la señora Dina Scheinkin-Hareven, a la Srta. Carmen Castilla y al ayudante de este Laboratorio, D. Javier Vinader, que en distintas ocasiones han compartido conmigo el cuidado de los insectos y me han suplido en alguna breve temporada que he estado ausente de Madrid. También debo hacer constar que la mortalidad en los insectos cautivos ha sido siempre muy elevada y particularmente en las invernadas de 1923 a 1924 y de 1924 a 1925, en las que han perecido fraternidades enteras tan numerosas como interesantes. A ello, a la desorientación del comienzo y a que normalmente sólo se obtiene una generación cada año, se debe el aspecto fragmentario de los experimentos y el que falten algunos que parecería natural haber realizado.



Los individuos de *Phytodecta variabilis* recogidos en los alrededores de Madrid pueden agruparse casi todos en cuatro fenotipos bien definidos por su coloración, que llamaremos: «de líneas», «amarillo», «rojo» y «negro», denominaciones que expresan bien la impresión que los insectos producen a primera vista y que por ello resultan más cómodas en este trabajo que los nombres científicos respectivos.

Los caracteres diferenciales de estos fenotipos son:

De líneas.—(Lám. V, fig. 1). Élitros amarillos, cada uno con cuatro líneas longitudinales negras, más o menos interrumpidas, convergentes hacia el ápice del élitro. Las demás partes visibles son amarillas, salvo el borde posterior de la cabeza, el escudete y unos puntos o manchas muy variables del pronoto que son negros.

Amarillo.—(Lám. V, fig. 2). Élitros amarillos, cada uno con dos puntos negros. Las demás partes visibles son negras o muy obscuras, salvo pequeñas porciones de la cabeza, pronoto y patas, que pueden ser amarillas.

Rojo.—(Lám. V, fig. 3). Élitros rojos, cada uno con dos puntos negros. Las demás partes visibles son negras o muy obscuras, salvo pequeñas porciones de la cabeza, pronoto y patas que suelen ser amarillas. (Es, pues, idéntico al anterior, excepto en el color fundamental de los élitros.)

Negro.—(Lám. V, figs. 4 y 5). Élitros unas veces con grandes manchas negras y el resto rojo o amarillo, como en la figura 4; otras, negros salvo una pequeña porción roja o amarilla junto al ápice; otras, negros del todo, como en la figura 5. Las demás partes visibles son negras o muy obscuras, a veces con alguna pequeña porción roja o amarilla. La variación que notamos dentro de este fenotipo obligará quizás a dividirlo; la extensión del pigmento negro en los élitros me parece que está influída por el ambiente, pues los individuos nacidos en cautividad han sido en muchos casos más negros que sus progenitores [1].

[1] Los entomólogos del siglo XVIII creyeron ver varias especies en estos fenotipos que seguramente sólo conocían por ejemplares muertos.

El que tiene la prioridad y debe por tanto considerarse como tipo sistemático de la especie es el fenotipo «negro», descrito por Olivier en la famosa *Encyclopédie Méthodique* (1790), y luego en su *Entomologie*, donde dió cuatro figuras en colores que muestran la gran variación que hay aún dentro de él solo, a lo que se refiere el nombre específico *variabilis*. El fenotipo negro es, por consiguiente, según las reglas de la nomenclatura, *Phytodecta variabilis* tipo (*Chrysomela variabilis* Olivier, 1790, pág. 708, núm. 79; y 1807-08, pág. 568, lámina 8, fig. 127 [no 126 como, por error, dice el texto] *a*, *b*, *c*, *d*). La forma extrema de este tipo negro, en la que no queda en los élitros nada de otro color, ha sido denominada por Weise (1891) var. *Koltzei*.

El fenotipo «de líneas» debe nombrarse var. *aegrota* (*Chrysomela aegrota* Fabricius, 1798, pág. 87).

Más difícil es saber qué nombre deba darse a los fenotipos «amarillo» y «rojo». Olivier, en la primera de las obras indicadas (1790), inmediatamente después de *variabilis*, describe una forma igual a ésta, también de España, pero de coloración diferente, con élitros de color amarillo testáceo, a la cual, tomándola por especie independiente, da el nombre de *unipunctata*, algo impropio, que el mismo autor pretendió luego en la *Entomologie* (1807-08) cambiar por *spartii*. En la descripción de Olivier lo mismo entran los individuos de fenotipo amarillo que los de fenotipo rojo que hayan perdido el color al secarse, como a veces les sucede. Admitiendo, sin embargo, como es casi seguro, que algunos, por lo menos, de los ejemplares de Olivier serían del fenotipo amarillo, se debe reservar a éste la denominación var. *unipunctata* (*Chrysomela*

Cuando se revisa un gran número de ejemplares vivos de *Phytodecta variabilis*, se observa que la mayor parte entran en alguno de los fenotipos que se acaban de describir, pero queda siempre un corto número de individuos dudosos que presentan coloraciones intermedias. Esta confusión, sin embargo, disminuye muchísimo cuando se tiene algún conocimiento del modo cómo se desarrollan los colores a partir de la metamorfosis. La imago recién formada es de color amarillo con los élitros verdosos sin líneas ni puntos, y esta coloración de la imago joven *dura varios días*, por lo cual hay una temporada en la que se ven las retamas cuajadas de estos individuos amarillo-verdosos hasta el punto de que, al observarlos por primera vez en 1919, llegué a pensar si se trataría de una variedad estacional [1]. Luego cada insecto toma la coloración del tipo a que pertenece, pero lo hacen tan lentamente que algunos crían antes de tener la coloración definitiva. En el fenotipo de líneas, el color general cambia poco, los élitros pierden algo el tono verdoso y aparece el pigmento negro formando las líneas y demás manchas características. En el amarillo, los élitros toman este color al mismo tiempo que aparecen en ellos los puntos y que, poco a poco, se van obscureciendo hasta quedar negras o casi negras las partes inferiores. En el rojo, hay un fenómeno muy interesante: primero el animal toma—por lo menos en muchos casos—la coloración amarilla y, después de algunos días, los élitros se tornan poco a poco rojos, hasta tal punto, que a la vista de un ejemplar de élitros amarillos, si se ignora la edad, no se puede afirmar si es un verdadero

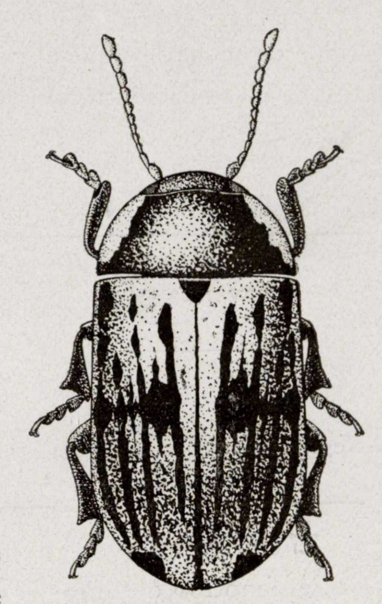
unipunctata Olivier, 1790, núm. 80; *Chrysomela spartii* Olivier, 1807-08, página 569, núm. 104, *partim*, y fig. 128 [no 127 como, por error, dice el texto] *a* solamente); y para el fenotipo rojo que no separan Weise (1891) ni Reineck (1911) en sus revisiones propongo el nombre var. *rubra* nov., con la descripción que se acaba de dar en el texto de este trabajo.

[1] Así lo creyó Doncaster (1905) y señaló como explicación posible de la significación de esta pretendida variación estacional la semejanza que resulta entre los insectos con pronoto amarillo y élitros verdes y las inflorescencias de la retama en que los pétalos y los cálices son respectivamente de estos colores.

Anteriormente (1891) Weise había descrito esta coloración juvenil como una variedad más, la var. *icterica,* de la que indica tan sólo que es dorsalmente unicolora, de color amarillo-pardusco o rojizo, que es precisamente el que toman los ejemplares secos, únicos que debió tener a la vista.

amarillo o si es un rojo que aún no ha tomado su color definitivo. Por último, en el fenotipo negro, no conozco aún bien el modo de irse formando la coloración definitiva, que quizás no sea el mismo en todos los individuos; sin embargo, desde luego, puedo afirmar que en algunos casos el pigmento negro empieza por formar en los élitros unas líneas en la misma situación que en el fenotipo de este nombre, pero el fondo va tomando al mismo tiempo un color aceitunado que hace imposible la confusión.

Con todo, aun descartada la coloración juvenil y excluídos o llevados a su tipo los individuos que aún no hayan acabado de tomar el color definitivo, quedan siempre algunos ejemplares — muy pocos relativamente — que son, o parecen ser, intermedios entre los fenotipos descritos. Tenemos en primer lugar los que, presentando todos los caracteres del fenotipo amarillo o del rojo, tienen además algo indicadas, o perfectamente marcadas, las líneas longitudinales negras propias del fenotipo de líneas, como en la figura que tenemos a la vista en la presente página. En este caso parecen presentarse a un tiempo dos coloraciones y—aunque no tengo prueba experimental de ello—me inclino a creer que es así, y que se trata de híbridos en los que el carácter amarillo o el rojo, que son dominantes del de líneas, han ejercido una dominación incompleta. Más extraño es el caso, observado por mí una sola vez, pero que ha sido descrito y figurado por Bateson (1895), en que un mismo ejemplar tiene un élitro rojo y otro amarillo; en rigor no hay entonces un tipo intermedio, sino individuos cuya mitad derecha pertenece a un fenotipo y la izquierda a otro.



Individuo intermedio entre el fenotipo rojo y el de líneas; $\times 8$.

*
* *

A partir de 1919 he recogido todos los años ejemplares de *Phytodecta variabilis* en la Dehesa de la Villa (Madrid), especialmente

en la solana comprendida entre la carretera y la tapia de El Pardo. Cuando los ejemplares han sido numerosos, los he capturado con una manga grande de coleópteros, y mientras se han presentado escasos los he recolectado uno a uno, a mano, procurando cogerlos todos. El cuadro que sigue, en el que registro todos los ejemplares obtenidos en el campo, expresa con bastante exactitud el tanto por ciento de los distintos fenotipos de la población estudiada, aunque es indudable que ha de haber alguna pequeña discrepancia entre los tantos por ciento reales y los que manifiesta el cuadro, debida al error personal que resulta de ser más visibles—y, por consiguiente, más capturables—los fenotipos rojos, y también a que deben haber quedado registrados como amarillos algunos rojos que no habían tomado su color definitivo, y finalmente a la clasificación un poco arbitraria de algún raro individuo dudoso.

Phytodecta variabilis capturados en la Dehesa de la Villa (Madrid) de 1919 a 1924.

Fenotipos	Individuos recolectados		Tanto por ciento dentro de su sexo	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
De líneas	347	5	58,42	0,46
Amarillo	104	431	17,51	39,36
Rojo	121	618	20,37	56,44
Negro	22	41	3,70	3,74
Total	594	1095	100,00	100,00

El cuadro que precede nos muestra patentemente un hecho notable: el fenotipo de líneas es frecuentísimo en las hembras (más del 58 por 100) y rarísimo en los machos (ni siquiera el 1/2 por 100); de modo que *casi* está limitado al sexo femenino.

El notable policroísmo de *Phytodecta variabilis* no pudo dejar de llamar la atención de los ilustres biólogos ingleses Bateson y Doncaster, los cuales al viajar por España—probablemente como turistas—recogieron varios miles de ejemplares que les sirvieron de base para sendos trabajos estadísticos (1895 y 1905). De éstos resulta que, relativamente al número de individuos de cada sexo, el fenotipo de líneas se presenta en Málaga casi con igual frecuencia en uno que en otro, mientras que en el valle del Darro, en Granada y en Ronda, es relativamente más frecuente en las hembras que en los machos, aunque sin llegar, ni con mucho, al extremo que hemos visto en Madrid; pues en

Ronda—que, de las localidades estudiadas por dichos autores, es donde más se señala la desproporción—de 26 hembras capturadas, seis fueron de líneas, y de 80 machos, lo fueron siete, o sea 23,07 por 100 y 8,05 por 100 frente a 58,42 por 100 y 0,46 por 100, que, respectivamente, tenemos en los ejemplares de Madrid.

No sé que hasta el presente se haya propuesto ninguna explicación de la desproporcionada repartición del fenotipo de líneas entre los sexos. El estudio genético que he emprendido da, a mi juicio, la clave de este fenómeno.

*
* *

En el siguiente cuadro se resumen todos los resultados obtenidos en la primera generación (F_1) por la unión de cada uno de los cuatro fenotipos principales con sí mismo y con los tres restantes, prescindiendo por el momento de los sexos, tanto en padres como en hijos. Las cifras de la izquierda de las casillas indican el número de casos estudiados, y las de la derecha el de individuos adultos obtenidos. Y, aunque pase en silencio las precauciones empleadas, debo consignar aquí expresamente que en todos mis experimentos existe plena seguridad de que las hembras no han sido fecundadas más que por los machos que constan en mis registros.

FENOTIPOS:	DE LÍNEAS	AMARILLO	ROJO	NEGRO
DE LÍNEAS...	25 De líneas. 459			
AMARILLO....	8 Amarillos 159 25 { Amarillos 217 De líneas. 272 }	12 Amarillos.. 390 10 { Amarillos.. 105 De líneas... 23 }		
ROJO.......	3 { Rojos.... 24 Amarillos 25 } 4 { Rojos..... 27 De líneas. 31 }	3 Rojos...... 59 8 { Rojos...... 133 Amarillos.. 52 } 7 { Rojos...... 142 Amarillos 58 } 119 De líneas. 61 }	4 Rojos...... 52 12 { Rojos...... 149 Amarillos.. 63 } 2 { Rojos...... 10 De líneas.. 4 }	
NEGRO......	3 Negros... 49 5 { Negros... 80 Amarillos 85 } 3 { Negros... 35 De líneas. 47 }	4 Negros..... 120 1 { Negros..... 23 Amarillos 13 } 27 De líneas. 14 }	1 Negros..... 29 2 { Negros..... 28 Amarillos 17 } 36 Rojos.... 19 }	14 Negros... 362 1 { Negros... 16 Amarillos 4 }

Lo primero que observamos al examinar el cuadro precedente es que de ninguna de las uniones efectuadas ha resultado ningún fenotipo nuevo, de modo que los cuatro fenotipos principales difieren sólo por cuatro caracteres-unidades, que podemos designar con los mismos nombres que los fenotipos que respectivamente los ostentan. No quiere esto decir que un estudio más minucioso no complique algo esta aparente sencillez; sería posible que las varias coloraciones del pronoto fuesen hereditarias y que se heredasen independientemente de la coloración general, constituyendo de este modo otros caracteres-unidades.

El examen atento del cuadro que precede nos muestra también lo siguiente:

1.° El *carácter de líneas* se conduce como *recesivo de cada uno de los otros tres*, *rojo*, *amarillo y negro*, *que, por consiguiente*, *son sus dominantes*. En efecto, la unión de individuos de líneas entre sí, estudiada en 25 casos con ejemplares de muy diferente abolengo, nunca da más que hijos de líneas [1], lo que indica que los de líneas no pueden ocultar otro color; y en cambio, el cruzamiento de un individuo de líneas con otro amarillo, rojo o negro, siempre da todos o la mitad aproximada de sus hijos, respectivamente, amarillos, rojos o negros, indudablemente según que sean homozigóticos o heterozigóticos para los genes de estos caracteres los progenitores que los ostentan.

El fenotipo de líneas, por consiguiente, puede servir, por decirlo así, de reactivo para analizar genéticamente, por medio de cruzamiento, a *todos* los demás; pues como él no esconde otros caracteres, los que aparezcan en los hijos tienen que haber sido aportados por el otro progenitor.

2.° El *carácter amarillo*, según acabamos de ver, es *dominante del de líneas*, lo cual se confirma porque la unión de amarillos entre sí,

[1] Entre estos individuos de líneas, hijos de padres de líneas, encontré una vez uno rojo y otra uno negro. No quiero hacerme la ilusión de que se trate de mutaciones o de alguna rara complicación genética; me inclino a creer que serían dos ejemplares llegados por accidente o confusión a los recipientes de cría, lo que no es de extrañar si se tiene en cuenta los muchos cambios y limpiezas que han de sufrir las larvas y la posibilidad que siempre existe—aunque se ponga el mayor cuidado en evitarla—de que entre alguna larva o huevo extraño con la retama que se trae del campo para alimento de los ejemplares cautivos.

o bien da todos los hijos amarillos, o bien amarillos y de líneas en la razón de 3 : 1 aproximadamente, y esto último demuestra que el amarillo puede ocultar líneas, pues ha de interpretarse suponiendo que ambos progenitores son heterozigóticos de genotipo amarillo-líneas. Es, además, *recesivo del rojo y del negro*, porque el cruzamiento de amarillo con rojo o con negro, da todos o parte de los hijos rojos o negros, según el caso, lo cual indudablemente depende de que sean homozigóticos o heterozigóticos para estos caracteres los progenitores que los muestran.

3.° *El carácter rojo es dominante del amarillo y del de líneas*, según resulta de lo anterior y se comprueba además porque la unión de rojos entre sí da unas veces todos los hijos rojos; pero otras da rojos y amarillos o rojos y de líneas, lo que muestra que rojo puede esconder amarillo y líneas, y ha de explicarse suponiendo que en estos casos ambos progenitores son heterozigóticos para el rojo. Por otra parte, *es recesivo del negro*, porque el cruzamiento con negro da todos o la mitad aproximada de los individuos negros, indudablemente según que el progenitor negro sea homozigótico, o no, para este carácter.

4.° *El carácter negro*, según hemos visto, *es dominante de cada uno de los otros tres*. La unión de negros entre sí ha dado en muchos casos todos los individuos negros, y en uno dió negros y amarillos, lo que confirma el dominio sobre amarillo. Es de suponer que, multiplicando los experimentos con individuos negros de distintos abolengos, veríamos aparecer hijos rojos y de líneas.

Los caracteres-unidades de líneas, amarillo, rojo y negro, forman, pues, por este orden una serie o sistema cuádruple de alelomorfos en el que cada uno es recesivo de los que le siguen y dominante de los que le preceden, por lo que podemos imaginarlos producidos por una serie de genes cuyos símbolos respectivos serán L, A, R y N, y cuya relación de recesión y dominio se expresa por las fórmulas

$$L < A < R < N, \text{ o bien, } N > R > A > L,$$

que conviene tener presentes para la fácil comprensión de lo que sigue [1].

[1] Al carácter de líneas no es indispensable atribuirle un gene particular: podemos suponerlo ocasionado por la *ausencia* de los otros tres y entonces su símbolo más adecuado sería quizás un 0; pero en la duda me ha parecido preferible simbolizarlo por una L, que recuerda mejor la coloración.

Además de esto, la explicación dada no es la única posible de los he-

En el cuadro precedente (pág. 209) y en la breve explicación dada de él se ha prescindido de los sexos de los individuos para mayor sencillez al establecer el sistema múltiple de alelomorfos. Pasemos ahora precisamente a examinar las relaciones entre la herencia de las coloraciones y los sexos, punto capital del presente estudio. Para ello fijaremos nuestra atención en las siguientes genealogías, que representan cinco casos reales entresacados de otros muchos que he registrado en mis experimentos. Los números grandes que hay en la parte superior de las casillas mayores expresan los de ejemplares del sexo y fenotipo indicados en las respectivas casillas; cuando éstas se refieren a un solo individuo son más estrechas y llevan en la parte inferior el número que el animal tiene en mis registros; y ruego al lector que prescinda por el momento de las indicaciones al pie de las casillas —fuera ya de ellas—, pues se refieren a la explicación teórica, que luego se dará.

Caso 1.° (Véase su genealogía).—La ♀ de líneas número 846 fué fecundada (**1**) por el ♂ amarillo número 845, y de este cruzamiento se lograron 24 hijos (F_1), de los cuales 13 fueron ♀♀ *todas de líneas* y los 11 restantes ♂♂ *todos amarillos.* Un ♂ amarillo de éstos se unió (**2** y **3**) con dos ♀♀ de líneas hermanas suyas y tuvo 60 hijos (F_2), de los que 31 fueron ♀♀ *todas de líneas* y 29 ♂♂ *todos amarillos.* Por último, tres de estas ♀♀ de líneas fecundadas (**4, 5** y **6**) por tres ♂♂ amarillos, sus hermanos, dieron (F_3), 31 ♀♀ *todas de líneas* y 14 ♂♂ *todos amarillos.*

Vemos, pues, que en toda la descendencia de la pareja considerada, las ♀♀ son siempre de líneas y los ♂♂ siempre amarillos, como sus progenitores. Por consiguiente, los sexos masculino y femenino y los caracteres líneas y amarillo no se han conducido como dos pares de alelomorfos independientes, que hubiesen debido dar igual número de ♀♀ de líneas que de ♂♂ de líneas, é igual número de ♀♀ amarillas que de ♂♂ amarillos.

chos. Adoptando rigurosamente la teoría de la *presencia y ausencia* podemos imaginar que los caracteres amarillo, rojo y negro se deben a los genes *A*, *R* y *N*, independientes entre sí, pero *epistático* el segundo del primero, y el tercero de los otros dos, y que la ausencia de los tres *(aarrnn)* da por resultado la coloración de líneas. Pero esta explicación más complicada no ofrece ventaja alguna.

GENEALOGÍA DEL CASO 1.º

P

1
♀ 846 $X_L X_L$ — ♂ 845 $X_L Y_A$

F_1

11 ♀♀ $X_L X_L$ — 10 ♂♂ $X_L Y_A$ — ♀ 1654 $X_L X_L$ — ♂ 1045 $X_L Y_A$ — ♀ 1056 $X_L X_L$

2 (♀ 1654 × ♂ 1045) — 3 (♂ 1045 × ♀ 1056)

F_2

13 ♀♀ $X_L X_L$ — 6 ♂♂ $X_L Y_A$ — 4: ♀ 1380 $X_L X_L$ × ♂ 1373 $X_L Y_A$ — 15 ♀♀ $X_L X_L$ — 20 ♂♂ $X_L Y_A$ — 5: ♀ 1415 $X_L X_L$ × ♂ 1393 $X_L Y_A$ — 6: ♀ 1416 $X_L X_L$ × ♂ 1394 $X_L Y_A$

F_3

23 ♀♀ $X_L X_L$ — 10 ♂♂ $X_L Y_A$ — 3 ♀♀ $X_L X_L$ — 2 ♂♂ $X_L Y_A$ — 5 ♀♀ $X_L X_L$ — 2 ♂♂ $X_L Y_A$

(punteado) = fenotipo amarillo.
(con líneas) = fenotipo de líneas.

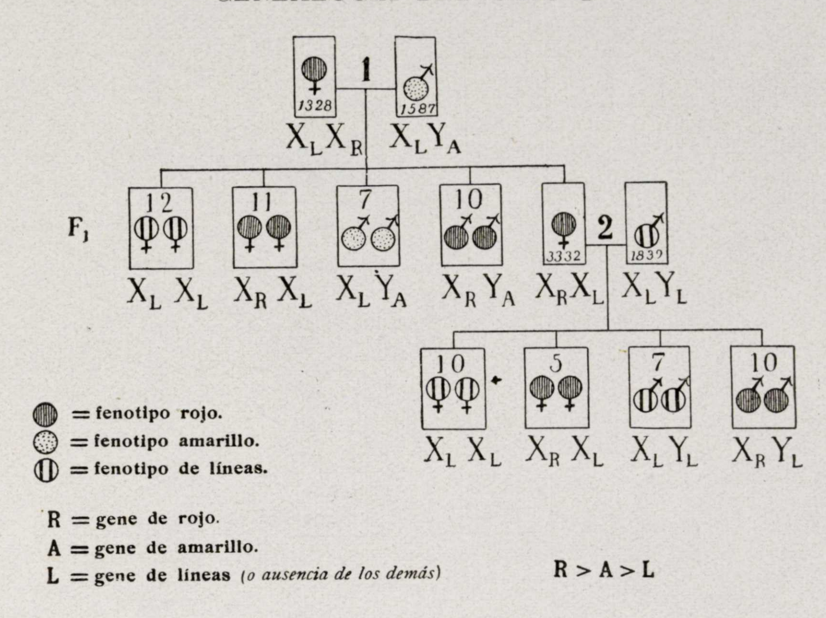
A = gene de amarillo.
L = gene de líneas *(o ausencia de los demás).*

A > L

*

Caso 2.º (Véase su genealogía).—La ♀ roja número 1.328, fecundada (**1**) por el ♂ amarillo número 1.587, dió (F_1) 12 ♀♀ *de líneas*, 12 ♀♀ rojas, 7 ♂♂ *amarillos* y 10 ♂♂ rojos, es decir, que

GENEALOGÍA DEL CASO 2.º

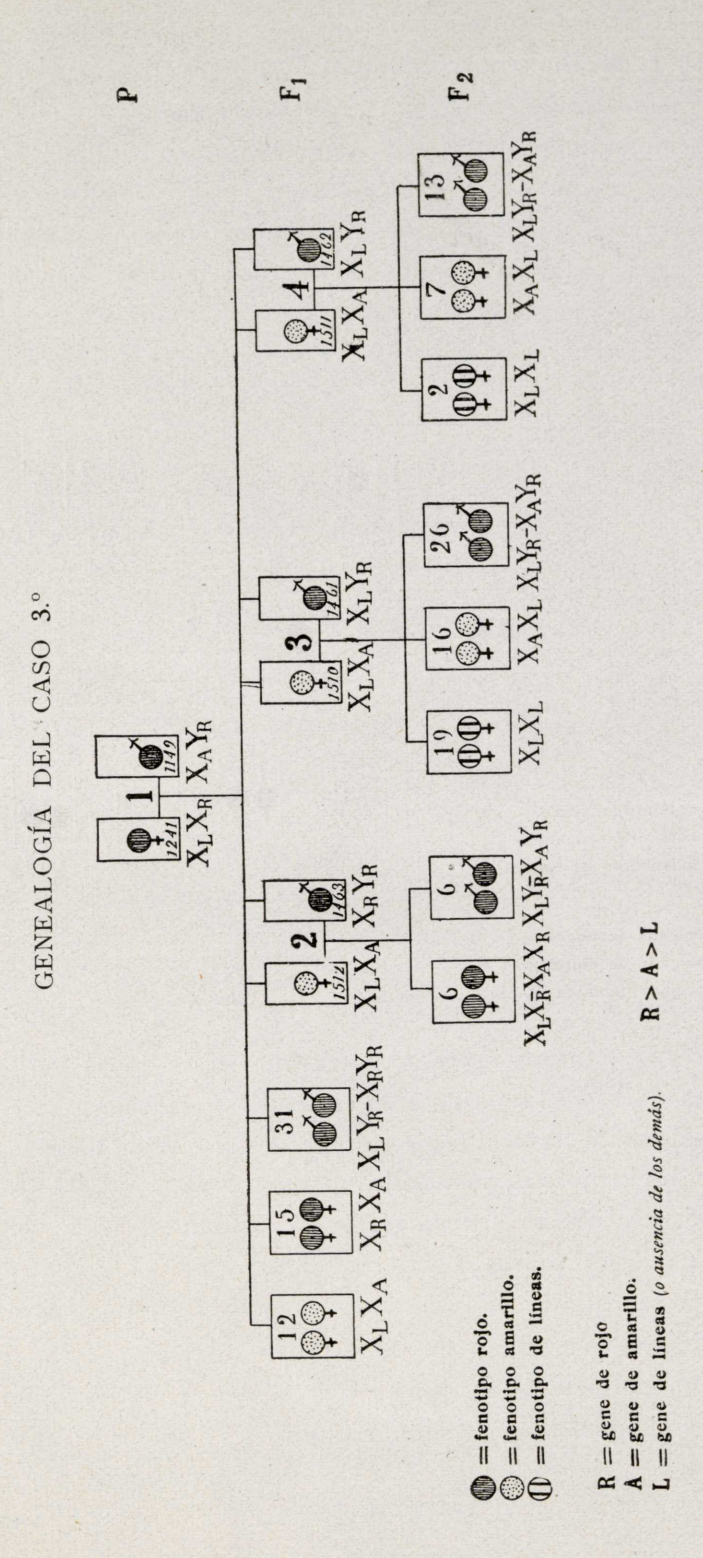


en esta fraternidad el fenotipo rojo se presenta en los dos sexos, mientras que el de líneas sólo aparece en las ♀♀ y el amarillo sólo en los ♂♂, lo mismo que en el caso anterior.

Caso 3.º (Véase su genealogía).—De la unión (**1**) de la ♀ número 1.241 con el ♂ número 1.149, rojos ambos, se obtuvieron (F_1) 15 ♀♀ amarillas, 15 ♀♀ rojas y 34 ♂♂ *todos rojos*. Al aparear estos ♂♂ rojos con ♀♀ amarillas, sus hermanas, se produjeron resultados diversos: una pareja (**2**) dió ♀♀ todas rojas y ♂♂ *todos rojos;* las otras dos (**3** y **4**) dieron ♀♀ de líneas, ♀♀ amarillas y ♂♂ *todos rojos* [1].

En este caso los 80 ♂♂ que comprende su genealogía son todos rojos; en cambio las ♀♀, en la primera generación, son mitad rojas y mitad amarillas, y en la segunda aparece además en ellas el fenotipo de líneas que no mostraron sus progenitores.

1 Incluyo entre éstos uno en que el color rojo estaba irregularmente distribuído sobre fondo amarillo, formando un jaspeado. Varias veces se ha presentado—al parecer como una mutación—este extraño fenotipo, que es hereditario.



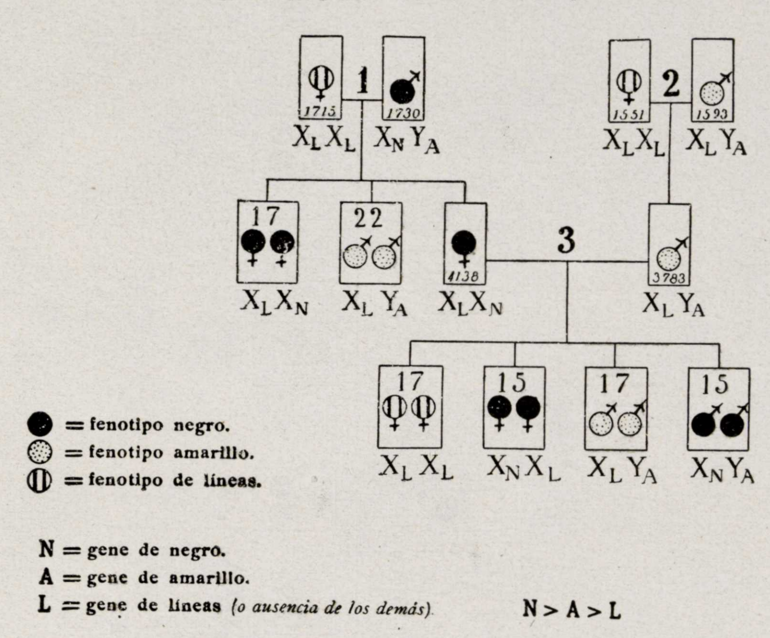
● = fenotipo rojo.
○ = fenotipo amarillo.
⦶ = fenotipo de líneas.

R = gene de rojo
A = gene de amarillo.
L = gene de líneas (*o ausencia de los demás*).

Caso 4.° (Véase su genealogía).—La ♀ de líneas número 1.715, fecundada (**1**) por el ♂ negro número 1.730, dió 18 ♀♀ *todas negras* y 22 ♂♂ *todos amarillos*. Una ♀ negra de éstas, fecundada (**3**) por el ♂ amarillo número 3.783, de origen extraño, produjo 17 ♀♀ *de líneas*, 15 ♀♀ negras, 17 ♂♂ *amarillos* y 15 ♂♂ negros.

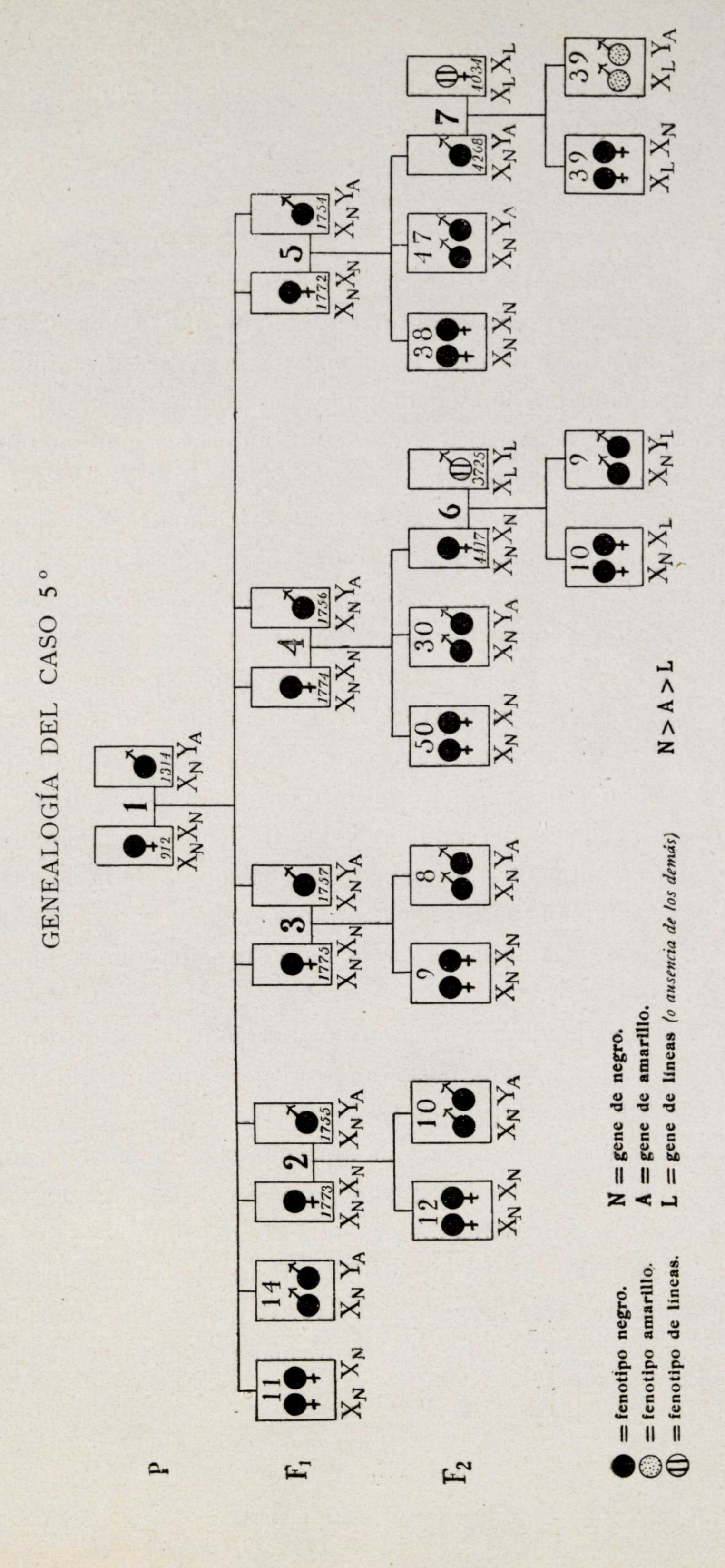
Aquí, en la primera generación, vemos que todas las hijas son como su padre, y todos los hijos son de un fenotipo que sus padres no presentaban; y en la última fraternidad observamos que el fenotipo

GENEALOGÍA DEL CASO 4.°



negro aparece en ambos sexos, mientras que el de líneas sólo se presenta en las ♀♀ y el amarillo sólo en los ♂♂, de modo que ocurre lo mismo que en la fraternidad resultante de la unión (**1**) del caso 2.°, sólo que aquí el rojo está sustituído por negro.

Caso 5.° (Véase su genealogía).—La ♀ número 912 y el ♂ número 1.314, negros ambos (**1**), dieron en F_1 y F_2 ♀♀ y ♂♂ todos negros. Una hembra de F_2 fecundada (**6**) por el ♂ de líneas número 3.735, de origen extraño, produjo también ♀♀ y ♂♂ todos negros, y lo mismo ocurrió con una hembra de F_1 (que no figura separadamente en la genealogía) fecundada por un ♂ amarillo de otro origen. Pero un ♂ de F_2 unido (**7**) a la ♀ de líneas número 4.034, de origen extraño, dió 39 ♀♀ *todas negras* y 39 ♂♂ *todos amarillos*,


GENEALOGÍA DEL CASO 5.°
P
F1
F2
N > A > L
= fenotipo negro.
= fenotipo amarillo.
= fenotipo de líneas.
N = gene de negro.
A = gene de amarillo.
L = gene de líneas (o ausencia de los demás)

y el mismo resultado dieron —aunque con menos hijos—tres machos de F_1 (que no figuran por separado en la genealogía) unidos con hembras de líneas de otro origen.

***

Entre los hechos que se acaban de exponer y otros análogos observados, los cuales demuestran patentemente que la herencia de los caracteres considerados está relacionada con el sexo, el que antes llamó mi atención por su sencillez, por las muchas veces que se ha presentado y por su repetición constante en varias generaciones seguidas, es el que ofrece el caso primero (págs. 212 y 213). Para explicarlo—impresionado por la extrema rareza de machos de líneas en Madrid—supuse al pronto que la coloración de líneas fuese un *carácter limitado al sexo femenino*, o sea que su gene sólo produjese efecto visible en presencia de las hormonas femeninas; pero esta hipótesis ha tenido que ser desechada en vista de que los machos de líneas—aunque relativamente menos frecuentes que las hembras—no son raros en Andalucía, donde Bateson (1895) cogió varios centenares, y de que los cinco machos de líneas capturados en Madrid han dado en cautividad numerosos y robustos descendientes de este fenotipo, como los que aparecen en la última fraternidad de la genealogía de la página 214. Esto excluye también toda explicación, basada en la suposición de que el gene de líneas, o la ausencia de los de otras coloraciones, pueda ser *letal* para los machos.

Igualmente es inadmisible, como explicación del caso primero, el suponer que en los machos basta un solo gene de amarillo para que manifiesten este carácter, y que las hembras necesitan tener dos para que el carácter se revele, o sea, que amarillo es dominante en los machos y recesivo en las hembras, como ocurre con las astas en los carneros y ovejas descendientes del cruzamiento de Suffolk y Dorset. En efecto, si admitiésemos esta hipótesis, suponiendo que la hembra de líneas progenitora fuese de genotipo XXLL y el macho amarillo progenitor de genotipo $XYAA$ [1], aquélla formaría óvulos de la sola clase

[1] En los coleópteros el sexo heterozigótico es el masculino y, por consiguiente, el macho es de tipo XY o XO (que para este caso da lo mismo) y la hembra de tipo XX; pero aun cuando, por extraordinaria excepción, en *Phyto-*

XL, y éste espermatozoides de las dos clases XA o YA, que en F_1 darían los zigotos $XXLA$ y $XYLA$, o sea hembras de líneas (pues A se supone recesivo en la hembra) y machos amarillos (porque A se supone dominante en los machos) lo cual resultaría de acuerdo con lo que vemos que ocurre en F_1. Pero en las generaciones siguientes ya no existiría esta conformidad, porque las hembras $XXLA$ formarían óvulos XL y XA y los machos espermatozoides XL, XA, YL e YA que en F_2 producirían zigotos XXLL, $2XXLA$, $XXAA$ y $XYLL$, $2XYLA$, $XYAA$, o sea una hembra amarilla por cada tres de líneas (pues A sería recesivo en las hembras) y tres machos amarillos por cada uno de líneas (pues A sería dominante en los machos), lo cual vemos que no sucede en modo alguno, ya que en F_2 absolutamente *todos* los machos (29 individuos) son amarillos, y absolutamente *todas* las hembras (31 individuos) son de líneas.

Y tampoco puede explicarse el que nos ocupa como un caso de herencia ligada al sexo del tipo *Drosophila* [1]. En efecto, la hembra progenitora habría de ser forzosamente de genotipo $X_L X_L$ y el macho de genotipo $X_A Y$ (o $X_A O$, que viene a resultar lo mismo, pues, Y en la herencia del tipo *Drosophila* no lleva genes). La hembra daría sólo óvulos X_L y el macho espermatozoides X_A y Y, que producirían en F_1 los zigotos $X_L X_A$ y $X_L Y$, o sea hembras amarillas y machos de líneas, precisamente todo lo contrario de lo que en realidad ocurre.

De igual modo—según es fácil comprobar—son inaplicables a los restantes casos expuestos las hipótesis que acaban de ser examinadas, y resultan también inaplicables a otros muchos casos parecidos que he omitido por brevedad.

Desechadas, pues, para los caracteres que estudiamos las explicaciones de herencia relacionada con el sexo dadas en los manuales de Genética publicados cuando sentí la necesidad de buscar la causa de lo que observaba en *Phytodecta variabilis* (mediados del año 1923) fuí llevado a imaginar la siguiente explicación, con el natural temor, pues ignoraba entonces que había sido propuesta algún tiempo antes por

decta ocurriese a la inversa, tampoco sería aplicable la hipótesis, pues se llega al mismo resultado.

[1] La del tipo *Abraxas* queda descartada por la razón dada en la nota de la página anterior, pero aunque en *Phytodecta* el sexo heterozigótico fuese el femenino, no explicaría los hechos este tipo de herencia ligada al sexo.

Schmidt (1920) y por Aida (1921) para dar razón de hechos de herencia que estudiaron en peces.

Establecido experimentalmente el orden de dominio y recesión $N > R > A > L$, los casos expuestos de herencia relacionada con el sexo y los demás que tengo observados *se explican todos, sin excepción y por completo*, con solo suponer: 1.° Que el ♂ de *Phytodecta variabilis* es de tipo XY y la ♀ de tipo XX; 2.° Que *N, R, A* y *L*, genes, respectivamente, de negro, rojo, amarillo y líneas, pueden ser llevados tanto por el cromosoma X como por el cromosoma Y.

Admitiendo esto, tendremos que para cada fenotipo serán posibles los genotipos que se indican en el presente cuadro, el cual facilita la exposición de las explicaciones que le siguen:

Fenotipos		Genotipos posibles
♀♀	De líneas	$X_L X_L$
	Amarillas	$X_L X_A$ $X_A X_A$
	Rojas	$X_L X_R$ $X_A X_R$ $X_R X_R$
	Negras	$X_L X_N$ $X_A X_N$ $X_R X_N$ $X_N X_N$
♂♂	De líneas	$X_L Y_L$
	Amarillos	$X_L Y_A$ $X_A Y_A$ .... $X_A Y_L$
	Rojos	$X_L Y_R$ $X_A Y_R$ $X_R Y_R$ .... $X_R Y_L$ $X_R Y_A$
	Negros	$X_L Y_N$ $X_A Y_N$ $X_R Y_N$ $X_N Y_N$ $X_N Y_L$ $X_N Y_A$ $X_N Y_R$

Explicación del caso 1.° (págs. 212 y 213).—En P, la ♀ de líneas número 846 es forzosamente de genotipo $X_L X_L$ y forma óvulos de la sola clase X_L; mientras que el ♂ amarillo número 845 ha de ser de genotipo $X_L Y_A$ para formar espermatozoides de las dos clases X_L e Y_A que, al unirse con aquellos óvulos (**1**), produzcan zigotos $X_L X_L$ y $X_L Y_A$, o sea, ♀♀ de líneas y ♂♂ amarillos en la razón 1 : 1, que es lo que vemos, aproximadamente, en F_1. Como en F_1 todos los machos son de igual genotipo que su padre y todas las hembras de igual genotipo que su madre, en F_2 se hubo de producir—y se produjo—el mismo resultado que en F_1, y en F_3 el mismo que en F_2, y así ocurriría indefinidamente si se prolongase el experimento.

En este linaje no puede haber machos de líneas, porque todo zigoto que recibe el cromosoma Y, recibe con éste el gene *A* de amarillo dominante, y no puede haber hembras amarillas porque ningún zigo-

to puede recibir el gene *A* sin que le sea aportado por el cromosoma Y, que haría de él un macho.

Explicación del caso 2.° (pág. 214).—La ♀ roja número 1.328 ha de ser de genotipo X_LX_R y el ♂ amarillo número 1.587 de genotipo X_LY_A para que los óvulos X_L y X_R producidos por aquélla, fecundados (**1**) por los espermatozoides X_L e Y_A del macho, den los zigotos X_LX_L, X_RX_L, X_LY_A y X_RY_A, que son respectivamente ♀♀ de líneas, ♀♀ rojas, ♂♂ amarillos y ♂♂ rojos, en la razón 1 : 1 : 1 : 1, que aproximadamente vemos de hecho.

El genotipo X_RX_L de una ♀ roja de éstas resultó comprobado por su unión (**2**) con un ♂ de líneas.

Explicación del caso 3.° (págs. 214 y 215).—Es algo más complicado, pero nos basta suponer que la ♀ roja número 1.241 es de genotipo X_LX_R y el ♂ rojo número 1.149 de genotipo X_AY_R para que se explique perfectamente. Los óvulos X_L y X_R, fecundados (**1**) por los espermatozoides X_A e Y_R, producen (F_1) los zigotos X_LX_A, X_RX_A, X_LY_R y X_RY_R, o sea, ♀♀ amarillas y ♀♀ rojas y ♂♂ sólo rojos (aunque de dos genotipos) en la razón 1 : 1 : 2, a la que se aproxima mucho la realidad.

En (**2**), la ♀ número 1.512 amarilla—de genotipo X_LX_A por consiguiente—, produce óvulos X_L y X_A, y el ♂ rojo número 1.463—que resulta ser de los de genotipo X_RY_R—da espermatozoides X_R e Y_R; de la unión de estos gametos se originan los zigotos X_LX_R, X_AX_R, X_LY_R y X_AY_R, es decir, ♀♀ y ♂♂ todos rojos, en la razón 1 : 1 que vemos exactamente realizada.

En (**3**) y (**4**), las ♀♀ núms. 1.510 y 1.511 amarillas—y por tanto de genotipo X_LX_A—han sido fecundadas por los ♂♂ rojos núms. 1.461 y 1.462—que demuestran ambos ser de los de genotipo X_LY_R—; de la unión de los óvulos X_L y X_A con los espermatozoides X_L e Y_R resultan los zigotos X_LX_L, X_AX_L, X_LY_R y X_AY_R, que son ♀♀ de líneas, ♀♀ amarillas y ♂♂ todos rojos (aunque de dos genotipos) que teóricamente han de estar en la razón 1 : 1 : 2, a que se aproxima bastante la realidad si sumamos los resultados de las dos parejas.

En este linaje los machos han de ser siempre rojos, porque el macho cabeza de él llevaba en su cromosoma Y el gene *R* dominante de *A* y de *L*; las hembras, en cambio, pueden ser de líneas, rojas o amarillas, porque los progenitores del linaje aportaron cromosomas X con *L*, *A* y *R*.

Explicación del caso 4.° (pág. 216).—La ♀ de líneas número 1.715 es forzosamente de genotipo X_LX_L, y el ♂ negro número 1.730, con quien se une (**1**), ha de ser de genotipo X_NY_A; pues formando aquella sólo óvulos X_L, el macho ha de producir espermatozoides X_N e Y_A para que, fecundando a los óvulos dichos, resulten los zigotos X_LX_N y X_LY_A, o sea, ♀♀ negras y ♂♂ amarillos en la razón 1 : 1 como aproximadamente ocurre de hecho.

En (**3**) una ♀ negra de éstas—de genotipo X_LX_N por consiguiente—se une con un ♂ amarillo—de genotipo X_LY_A previamente conocido—; los óvulos X_L y X_N fecundados por los espermatozoides X_L y Y_A hubieron de dar las zigotas X_LX_L, X_NX_L, X_LY_A y X_NY_A, que son, ♀♀ de líneas, ♀♀ negras, ♂♂ amarillos y ♂♂ negros en la razón 1 : 1 : 1 : 1, según casi exactamente ocurre en la realidad.

Explicación del caso 5.° (págs. 216 y 217).—Aquí tenemos en P, F_1 y F_2 todos los individuos, tanto ♀♀ como ♂♂ negros sin excepción, lo que podría hacernos creer equivocadamente que se trata de un linaje homozigótico para *N*; tanto más, cuanto que la ♀ número 4.417 de F_2, fecundada (**6**) por el ♂ de líneas número 3.725, dió todos sus hijos e hijas negros y lo mismo ocurrió con una ♀ de F_1 (que no figura separadamente en la genealogía) lo que prueba que ambas eran de genotipo X_NX_N.

Pero en (**7**) el ♂ número 4.268 no puede ser homozigótico para *N*; por el contrario, ha de ser de genotipo X_NY_A, para que sus espermatozoides X_N e Y_A fecundando a los óvulos X_L—única clase que puede producir la ♀ de líneas número 4.034—, den los zigotos X_LX_N y X_LY_A, o sea, ♀♀ negras y ♂♂ amarillos en la razón 1 : 1 según exáctamente vemos de hecho. Igual resultado dió la unión de tres ♂♂ de F_1 (que no figuran por separado en la genealogía) con sendas ♀♀ de líneas, y ello prueba que estos ♂♂ eran también de genotipo X_NY_A.

Lo dicho nos permite determinar el genotipo de los fundadores del linaje (P) y explicar la genealogía. Como el cromosoma Y_A de los machos de F_1 y F_2 proviene del ♂ negro número 1.314, éste necesariamente lleva el gene *A* en el cromosoma Y, pero, como por otra parte, es de fenotipo negro, ha de llevar el gene *N* en el cromosoma X, y ha de ser, por consiguiente, de genotipo X_NY_A; la ♀ negra número 912 ha de ser forzosamente de genotipo X_NX_N, pues, si uno de sus cromosomas X llevase el gene de otro color, al unirse los óvulos porta-

dores de éste con los espermatozoides Y_A habrían de dar machos no negros, lo cual no ocurre. Esta ♀ produce, pues, óvulos de la sola clase X_N que fecundados (**1**) por los espermatozoides X_N e Y_A de su ♂ dan en F_1 los zigotos $X_N X_N$ y $X_N Y_A$, o sea, ♀♀ y ♂♂ todos negros. Pero como estas ♀♀ y estos ♂♂ son respectivamente del mismo genotipo que su madre y padre, al unirse entre sí (**2, 3, 4** y **5**) dan una generación F_2 igual a la F_1 y así indefinidamente mientras no intervenga un elemento extraño al linaje.

Vemos aquí el caso notable de un linaje que cría con fijeza para el carácter negro y que, no obstante, sus machos son heterozigóticos para este carácter.

*
* *

La explicación que acabamos de aplicar a los casos expuestos nos permite además dar razón de la desproporcionada distribución de los fenotipos entre los sexos de *Phytodecta variabilis*, y particularmente de la escasez de machos de líneas, que tanto llama la atención en los alrededores de Madrid.

Este fenómeno se explica perfectamente con sólo suponer que el *cromosoma* Y *lleva con mucha más frecuencia que el cromosoma* X *los genes A*, *R y N*, *y muy pocas veces L*.

En cuanto a la causa de que *L*—ya sea un gene, ya la ausencia de los demás—ocurra con menos frecuencia en Y que en X, nada puedo decir con fundamento. Sin embargo, como parece probable que *N*, *R*, *A* y *L* sean modificaciones de un mismo gene y acaso *L* sea la ausencia o desaparición de él, no es extraño que estas modificaciones o desaparición hayan ocurrido más veces en un cromosoma que en otro, pues las condiciones no pueden ser iguales en ambos.



Pasemos ahora a examinar desde otros puntos de vista la explicación dada de los fenómenos que consideramos, la cual es, a mi juicio, la única admisible.

De las dos hipótesis en que se basa, la primera—que el ♂ es XY y la ♀ es XX—no ofrece dificultad, pues es el tipo de cromosomas sexuales más frecuente en los crisomélidos y, en general, en los co-

leópteros (Stevens, 1909; Goldsmith, 1919; Harvey, 1920). Me propongo, sin embargo, intentar la comprobación citológica.

La segunda hipótesis—que Y es portador de genes—choca con la idea clásica que nos habíamos formado de este cromosoma que hasta muy recientemente, por no conocerse ningún hecho que obligase a localizar genes en él, era considerado como vacío o agotado, como un corpúsculo vestigial, desaparecido en los machos de tipo XO.

Sin embargo Castle, ya en 1909, fundándose en consideraciones teóricas, emitió la idea de que el cromosoma Y pudiese ir acompañado de caracteres sexuales masculinos, pero de momento los hechos no confirmaron esta suposición. Bridges (1916) estableció que ciertos machos de *Drosophila* faltos de cromosoma Y eran estériles y que, por consiguiente, este cromosoma, aunque no influyese en la herencia de los caracteres ligados al sexo, desempeñaba un papel positivo. Goldschmidt en sus notables investigaciones (1919) sobre la intersexualidad y la determinación del sexo en la mariposa *Lymantria dispar* (en la que el sexo heterozigótico es el femenino) llega a la conclusión de que existe un gene de femineidad que ha de ser trasmitido por el plasma del óvulo o por el cromosoma Y (cromosoma W de otros autores), e investigaciones posteriores (1920 y 1922) hacen, a su juicio, casi segura la localización de dicho gene en el cromosoma y no en el plasma; e igualmente Federley (1922) en su trabajo sobre cruzamiento de mariposas del género *Pygaera*, fundándose también en fenómenos de intersexualidad en casos de no disyunción, admite que Y (= W) contiene genes que influyen en la diferenciación del sexo y desarrollan caracteres específicos femeninos, conclusión que ha de suscitar, lo mismo que la de Goldschmidt, vivas controversias.

Las investigaciones realizadas independientemente en Dinamarca y el Japón por Schmidt (1920) y por Aida (1921) han mostrado por vez primera hechos sencillos de herencia cuya interpretación obliga forzosamente a situar genes en el cromosoma Y.

Schmidt (1920) trabajó con el *Lebistes reticulatus*, pez ciprinodóntido oriundo de las Antillas y Norte de América del Sur, que se cría fácilmente en cautividad. En una forma de esta especie, el macho tiene, en la aleta dorsal, una mancha negra que falta en la hembra, mientras que en otra forma de la misma especie carecen de esta mancha los dos sexos. Del cruzamiento de un macho de mancha con una hembra de

a forma en que ésta falta en ambos sexos, resultaron, en F_1, ♂♂ *todos con mancha* y ♀♀ *todas sin ella;* al unir luego entre sí estos machos y hembras se obtuvo una generación F_2 también de ♂♂ *todos con mancha* y ♀♀ *todas sin ella*, y lo mismo se repitió en F_3, F_4 y F_5. Como explicación de esta transmisión unilateral propone Schmidt la localización del gene de mancha en el cromosoma Y. Nótese que lo ocurrido en este caso con los caracteres «con mancha» y «sin mancha» es lo mismo que vemos en *Phytodecta variabilis* en el caso primero (págs. 212 y 213) con los caracteres «amarillo» y «líneas».

Las investigaciones de Schmidt han sido continuadas por Ö. Winge, que dió a conocer primero (1922, *a*) el resultado del estudio de la ovogénesis y espermatogénesis del *Lebistes*, y aun cuando no logró distinguir los cromosomas sexuales de los autosomas, establece que el número diploide de cromosomas es 46 en ambos sexos, lo que excluye la posibilidad de que el macho sea de tipo XO y robustece la suposición de que pertenece al tipo XY, con inapreciable diferencia entre los cromosomas. Inmediatamente después (1922, *b*), Ö. Winge publicó experimentos que demuestran que en *Lebistes reticulatus*—cuyo polimorfismo masculino es notable—se presentan en los machos otros varios caracteres que se transmiten solamente de macho a macho lo mismo que el de mancha, y que, por consiguiente, han de tener sus genes situados en Y; e interpreta como resultado de cambio de genes *(crossing-over)* entre X e Y un caso excepcional en que apareció un macho con caracteres esperados sólo en el sexo contrario. Al año siguiente (1923), Ö. Winge dió a conocer otros hechos notables de naturaleza análoga observados en el mismo animal, que explica también por paso del gene correspondiente de X a Y y luego nuevamente de Y a X.

Aida publicó en 1921 el resultado de sus extensos estudios sobre la herencia de los colores de otro ciprinodóntido, el *Aplocheilus latipes*, común en agua dulce en el Japón. El cruzamiento de hembras de fenotipo blanco con machos de fenotipo rojo (su experimento 7) obtuvo en F_1 ♂♂ y ♀♀ todos rojos, que unidos entre sí, dieron en F_2 ♀♀ blancas, ♀♀ rojas y ♂♂ *todos rojos*, en la razón 1 : 1 : 2. Además de esto, el cruzamiento atrás (experimento 8) de los machos heterozigóticos rojos de F_1 con hembras blancas dió por resultado ♀♀ todas blancas, menos dos, y ♂♂ *todos rojos*. Aida explica perfectamente

estos hechos con solo suponer que en P las hembras blancas progenitoras son de tipo X_rX_r (o sea que carecen del gene de rojo), mientras que los machos progenitores son de genotipo X_RY_R (o sea que llevan el gene de rojo tanto en el cromosoma X como en el cromosoma Y), por lo cual todos los machos que de ellos descendieron fueron rojos, pues hubieron de recibir forzosamente el gene *R* de rojo con el cromosoma; pero las hembras fueron rojas o blancas, según que recibiesen, o no, *R*. Algún caso excepcional, como las dos hembras rojas del experimento últimamente citado, lo interpreta Aida por un intercambio de genes (*crossing-over*) entre X e Y.

Por último, también en el hombre se conoce un caso notable de herencia, que, según ha señalado Castle (1922 y 1924), es debido probablemente a la transmisión por Y del gene correspondiente. Una anomalía denominada «webbed toes» (dedos de los pies palmeados), consistente en cierta unión de estos dedos, presente en un varón de la familia Schafield, se transmitió a sus hijos, nietos y bisnietos varones descendientes por línea de varón, pero no se presentó en ninguna hembra de la descendencia ni tampoco en los varones descendientes por hembra; es decir, que el carácter en cuestión se presentó en todos los individuos cuyo cromosoma Y procedía del fundador del linaje y sólo en ellos, por lo que es plausible suponer que dicho cromosoma fué portador del gene de la anomalía en cuestión.



La existencia de genes en el cromosoma Y, que los hechos nos obligan a admitir en *Phytodecta variabilis*, parece que ha de ocurrir también en otros insectos y es probable que llegue a tener importancia en Entomología, como una de las causas del polimorfismo que algunas especies muestran en uno solo de los sexos o con mayor extensión en un sexo que en otro. Supongamos, por ejemplo, que en nuestro *Phytodecta* el cromosoma Y llevase *siempre* el gene *N*, dominante de todos los demás de la serie, mientras que el cromosoma X pudiese llevar *N*, *R*, *A* o *L*: en este caso se produciría una marcada peciloginia, pues los machos serían todos negros, y habría, en cambio, hembras negras, rojas, amarillas y de líneas. Por el contrario, si supiésemos que Y pudiese llevar indistintamente *N*, *R*, *A* o *L* y que X lle-

vase *siempre L*, entonces tendríamos una notable pecilandria, pues habría machos negros, rojos, amarillos y de líneas, mientras que las hembras serían todas de líneas, por ser forzosamente de genotipo $X_L X_L$, con lo cual esta pecilandria tendría igual causa que la observada en el pez *Lebistes reticulatus* (véase pág. 225). Por último, fácil es imaginar toda clase de situaciones intermedias, como la que existe de hecho en Madrid en *Phytodecta variabilis*, que da por resultado la extrema escasez—casi falta—de machos de líneas.

Guardémonos, sin embargo, de suponer que la existencia de los correspondientes genes en Y haya de ser la sola causa del polimorfismo sexual en los insectos. Los trabajos de Geroult (1911 y 1923) en *Colias philodice* y *C. eurytheme* y la interpretación dada por Meijere (1910) de los experimentos hechos por Jacobson (1909) en *Papilio memnon*, los estudios de Fryer (1913) en *Papilio polytes* y los de Goldschmidt y Fischer (1922) en *Argynnis paphia-valesina*, muestran que el polimorfismo de las hembras de estos lepidópteros es debido a genes que lo mismo existen en un sexo que en otro, pero que sólo producen efecto visible en el sexo femenino. Con todo, aun en estos casos es posible, según sugiere Goldschmidt (1922), que representen papel genes situados en Y, pues siendo en los lepidópteros heterozigótico el sexo femenino, es pensable que en el cromosoma Y (W de muchos autores), propio de este sexo en ellos, exista un gene cuya acción, unida a la de los otros, dé por resultado los diversos caracteres que sólo en las hembras se manifiestan.

Trabajos citados [1].

AIDA (T.)

1921.—On the inheritance of color in a fresh-water fish, *Aplocheilus latipes* Temmick and Schlegel, with special reference to sex-linked inheritance. (Genetics, Baltimore; vol. 6, pp. 554-573, 1 lám.)

BATESON (W.)

1895.—On the colour-variations of a beetle of the family Chrysomelidae, statistically examined. (Proc. Zool. Soc., London; year 1895, pp. 850-860, lám. XLVII).

[1] Los trabajos cuyo año de publicación va precedido de un asterisco no han podido ser consultados y los conozco sólo por referencias.

Bridges (C. B.)

1916.—Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. (Genetics, Princeton; vol. 1, pp. 1-52 y 107-163, 9 figs., 1 cuadro, 1 lám.)

Castle (W. E.)

*1909.—A Mendelian view of sex-heredity. (Science, New York; vol. 29, pp. 395-400.)

*1922.—The Y-chromosome type of sex linked inheritance in man. (Science, New York; vol. 55, p. 703.)

1924.—Genetics and Eugenics. Third edition. (Harvard University Press, Cambridge; 1 vol., VIII-434 pp., 154 figs., 7 láms.)

Doncaster (L.)

1905.—On the colour-variation of the beetle *Gonioctena variabilis*. (Proc. Zool. Soc., London; 1905, vol. 1, pp. 528-536.)

Federley (H.)

1922.—Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. (Hereditas, Lund.; Bd. III, pp. 125-146, 11 figs.)

Fryer (J. C. F.)

1913.—An investigation by pedigree breeding into the polymorphism of *Papilio polytes* Linn. (Phil. Trans. R. Soc., London; ser. B., vol. 204, pp. 227-254.)

Gerould (J. H.)

1911.—The inheritance of polymorphism and sex in *Colias philodice*. (Amer. Nat., New York; vol. XLV, pp. 257-283, 5 figs.)

1923.—Inheritance of white wing color, a sex-limited (sex-controlled) variation in yellow Pierid butterflies. (Genetics, Brooklyn; vol. 8, pp. 495-551, 1 cuadro.)

Goldschmidt (R.)

1919.—Intersexualitat und Geschlechtsbestimmung. (Biol. Zentralbl., Leipzig; Bd. 39, pp. 498-512.)

*1920.—Untersuchungen über Intersexualitat. (Zs. indukt. Abstammungslehre, Berlin; Bd. 23, p. 1.)

1922.—Über Vererbung im Y-Chromosom. (Biol. Zentralbl., Leipzig; Bd. 42, pp. 481-487.)

Goldschmidt (R.) und Fischer (E.)

*1922.—*Argynnis paphia-valesina*, ein Fall geschlechtskontrollierter Vererbung. (Genetica, s'Gravenhague, vol. IV, pp. 247-278.)

Goldsmith (W. M.)

1919.—A comparative study of the chromosomes of the tiger beetles (Cicindelidae). (J. Morph., Philadelphia; vol. 32, pp. 437-487, 10 láms.)

Harvey (E. W.)

1920.—A review of the chomosome numbers in the metazoa. Part II. (J. Morph., Philadelphia; vol. 34, pp. 1-67.)

2

3

1

4

5

S. Martínez, del.

FENOTIPOS DE *Phytodecta variabilis* (Ol.), × 8.

Fig. 1. De líneas.—Fig. 2. Amarillo.—Fig. 3. Rojo.—Figs. 4 y 5. Negro.

Jacobson (E.)

* 1909.—Beobachtungen über den Polymorphismus von *Papilio memnon* L. ♀. (Tijdschr. Ent., s'Gravenhague; vol. LII, págs. 125-157.)

Meijere (J. C. H. de)

* 1910.—Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglig des Polymorphismus von *Papilio memnon* L. ♀ und über die Vererbung secundärer Geschlechts merkmale. (Zs. indukt. Abstammungslehre, Berlin; Bd. III, pp. 161-181, 1 lám.)

Olivier (A. G.)

1890.—Insectes. (In: Encyclopédie Méthodique, Histoire Naturelle, tom. V, Paris, Panckoucke, 793 pp.)

1807-8.—Entomologie ou histoire naturelle des insectes coléoptères. (Paris, Desray, tom. V [1807], 612 págs.; tom. VIII [1808], láminas de los géneros 66 a 100.)

Reineck (G.)

1911.—*Phytodecta (Spartophila) variabilis*. Ol. (Col.) (Deuts. ent. Zs., Berlin; Jahrgang 1911, pp. 479-480, lám. V.)

Schmidt (J.)

1920.—Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character. (C. R. Trav. Carlsberg, Copenhague; vol. 14, núm. 8, 12 pp., 5 lám.)

Stevens (N. M.)

1909.—Further studies on the chromosomes of the coleoptera. (J. Exp. Zool., Philadelphia; vol. VI, pp. 101-113, 4 láms.)

Weise (J.)

1891.—Ueber Varietäten von *Phytodecta*. (Deuts. ent. Zs., Berlin; Jahrgang 1891, p. 160.)

Winge (Ö.)

1922, *a*.—A peculiar mode of inheritance and its cytological explanation. (C. R. Trav. Carlsberg, Copenhague, vol. 14, núm. 17; J. Genetics, Cambridge, vol. XII, págs. 137-144, lám. XI.)

1922, *b*.—One-sided masculine and sex-liked inheritance in *Lebistes reticulatus*. (C. R. Trav. Carlsberg, Copenhague, vol. 14, núm. 18, 20 pp., 2 láms.; J. Genetics, Cambridge, vol. XII, p. 145.)

1923.—Crossing-over between the X- and the Y-chromosome in *Lebistes*. (C. R. Trav. Carlsberg, Copenhague, vol. 14, núm. 20; J. Genetics, Cambridge, vol. XIII, págs. 201-217.)

LABORATORIO DE BIOLOGÍA
DEL MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES
MADRID